大双角蝎蛉幼虫复眼超微结构及其在全变态类幼虫侧单眼演化中的意义

陈庆霄[1,2]，花保祯[1,*]

(1. 西北农林科技大学植物保护学院，植保资源与病虫害治理教育部重点实验室，陕西杨凌 712100；
2. 河南科技大学林学院，河南洛阳 471023)

摘要:【目的】长翅目(Mecoptera)是全变态类昆虫中唯一在幼虫期具有复眼而无侧单眼的类群，是研究昆虫复眼与侧单眼之间演化关系的理想材料。本研究旨在阐明长翅目幼虫复眼的结构特征，为探讨长翅目幼虫复眼与其他全变态类幼虫侧单眼之间的进化关系提供依据。【方法】本研究运用光学显微镜、扫描和透射电子显微镜技术观察了蝎蛉科(Panorpidae)大双角蝎蛉 *Dicerapanorpa magna* (Chou)幼虫复眼的超微结构，并依据其结构特征对长翅目幼虫复眼在全变态类幼虫侧单眼演化中的意义进行了探讨。【结果】结果表明，大双角蝎蛉幼虫复眼属于并列像眼，由50多个小眼组成。小眼由1个角膜、1个晶体、8个视网膜细胞、2个初级色素细胞和数个次级色素细胞等组成。视网膜细胞分为4个远端细胞和4个近端细胞。远端视网膜细胞的视小杆向上延伸包裹着晶体的基部，使视杆末端呈漏斗状。【结论】分层的视网膜细胞和漏斗状的视杆很可能是长翅目幼虫复眼的共有祖征。这两个特征不存在于长翅目成虫复眼中，但存在于许多渐变态类昆虫中。由此推测，长翅目幼虫复眼可能与渐变态类昆虫的复眼存在同源关系。我们认为，长翅目幼虫独有的复眼很可能是全变态类昆虫的祖征，其他全变态类幼虫的侧单眼可能是由复眼演化来的。

关键词: 大双角蝎蛉; 幼虫; 小眼; 视网膜细胞; 视杆; 超微结构; 进化

中图分类号: Q964　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 0454-6296(2016)10-1133-10

Ultrastructure of larval compound eyes of *Dicerapanorpa magna* (Mecoptera: Panorpidae) and its implications for the evolution of stemmata of holometabolous larvae

CHEN Qing-Xiao[1,2], HUA Bao-Zhen[1,*] (1. Key Laboratory of Plant Protection Resources and Pest Management of the Education Ministry, College of Plant Protection, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Forestry College, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China)

Abstract:【Aim】Mecoptera are unique in Holometabola in that their larvae possess a pair of compound eyes instead of stemmata, thus becoming ideal materials for uncovering the evolutionary relationship between compound eyes and stemmata in insects. This study aims to elucidate the structural features of the compound eyes of larval Mecoptera and to provide evidence for exploring the evolutionary relationship between the compound eyes of larval Mecoptera and the stemmata of other holometabolous larvae.【Methods】In this study, we observed the ultrastructure of the larval compound eyes of the scorpionfly *Dicerapanorpa magna* (Chou) using light, scanning and transmission electron microscopy and explored implications of the compound eyes of larval Mecoptera in the evolution of the stemmata of holometabolous

---

基金项目: 国家自然科学基金项目(31172125, 31372186)
作者简介: 陈庆霄，女，1986年10月生，河南洛阳人，博士，研究方向为昆虫形态学与进化生物学，E-mail: chenqx@nwafu.edu.cn
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: huabzh@nwafu.edu.cn
收稿日期 Received: 2016-08-02; 接受日期 Accepted: 2016-10-08

larvae based on these structural features. 【Results】The results showed that the compound eyes of larval *D. magna* are of the apposition type, each eye comprising more than 50 ommatidia. The ommatidium consists of a cornea, a crystalline cone, eight retinula cells, two primary pigment cells, and several secondary pigment cells. In the larval ommatidia, these retinula cells are arranged into four distal and four proximal cells. The rhabdomeres of the distal retinula cells extend up to surround the basal surface of the crystalline cone, so that the rhabdom assumes distally a funnel shape. 【Conclusion】Layered retinula cells and the funnel-shaped rhabdoms are very likely the ground plan of the compound eyes in larval Mecoptera. These two characters are absent in imaginal Mecoptera, but present in many hemimetabolous insects, implying that the compound eyes of larval Mecoptera are likely homologous with those of hemimetabolous insects. We assume that the peculiar compound eyes of larval Mecoptera are the plesiomorphy of Holometabola, and the stemmata of other holometabolous larvae might be derived from compound eyes.

Key words: *Dicerapanorpa magna*; larva; ommatidium; retinula cell; rhabdom; ultrastructure; evolution

复眼(compound eyes)是昆虫最重要的视觉器官,对感知光线、觅食、求偶、避敌、导航等行为均具有重要作用(Chapman, 2013)。昆虫的复眼由一定数目且结构相似的小眼组成,其发育均受 *Pax*6 基因调控,具有高度的结构复杂性与遗传保守性,常作为形态学、分子遗传学、系统发育学以及特征进化研究的重要依据(Oakley, 2003; Kozmik, 2005; Friedrich *et al.*, 2006; Nation, 2008)。

在昆虫纲(Insecta)中,绝大多数成虫和渐变态类若虫具有 1 对复眼(Chapman, 2013)。然而,除长翅目(Mecoptera)外,其他全变态类昆虫的幼虫不具有复眼,取而代之的是 1 ~7 个侧单眼(stemmata)(Paulus, 1979; Gilbert, 1994)。这些侧单眼与复眼在结构和发育等方面既有相似性,也存在有一定的差异(Paulus, 1979)。两者之间的进化关系一直存在争议,Paulus(1979, 2000)认为全变态类幼虫的侧单眼与复眼之间存在同源关系;而 Nilsson(1989)认为侧单眼与复眼是独立进化的结果,不存在同源关系。

长翅目是全变态类昆虫中唯一在幼虫期具有复眼而不具侧单眼的类群(Paulus, 1979; Chen *et al.*, 2012a)。基于化石记录,长翅目可追溯到早二叠纪,因此被认为是全变态类昆虫最基部的分支之一(Byers and Thornhill, 1983; Grimaldi and Engel, 2005),在昆虫纲系统发育中占据着独特地位(Kristensen, 1999; Beutel and Pohl, 2006)。与其他具侧单眼的全变态类幼虫相比,具有复眼的长翅目幼虫可为探讨昆虫侧单眼与复眼之间的进化关系提供理想的研究材料。

蝎蛉科(Panorpidae)是长翅目第一大科,因其雄虫外生殖器膨大上举、形似蝎尾而得名(Byers, 2009)。Bierbrodt(1942)最早记述蝎蛉科幼虫头部具有 1 对复眼。Ando 和 Suzuki(1977)基于胚胎发育研究,认为蝎蛉科幼虫复眼与渐变态类昆虫复眼之间具有同源关系。Paulus(1979, 2000)通过组织学研究发现,蝎蛉科幼虫具有复眼而不具侧单眼,但 Melzer(1994)基于 *Panorpa vulgaris* 幼虫与成虫复眼在视叶组成上的差异,认为蝎蛉幼虫具侧单眼而非复眼。近年来,我们采用电子显微技术对长翅目成虫复眼的超微结构进行了一系列研究(Wei *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2012b, 2013; Chen and Hua, 2016),但对幼虫复眼超微结构的研究较少(Suzuki and Nagashima, 1989; Melzer *et al.*, 1994)。其中,蝎蛉科幼虫复眼研究仅限于拟华山单角蝎蛉 *Cerapanorpa dubia* (Chou & Wang)(Chen *et al.*, 2012a; Gao *et al.*, 2016),其他种类幼虫复眼的研究仍相当匮乏。

本研究运用光学显微镜和电子显微镜技术研究了大双角蝎蛉 *Dicerapanorpa magna* (Chou)(周尧等, 1981; Zhong and Hua, 2013)幼虫复眼的超微结构,旨在阐明蝎蛉科幼虫复眼的结构特征,为探讨长翅目幼虫复眼与其他全变态类幼虫侧单眼之间的进化关系提供依据。

1 材料与方法

1.1 标本采集与饲养

大双角蝎蛉成虫 2012 年 7 月采集于陕西秦岭火地塘林场(33°18′N, 108°21′E)。幼虫与成虫饲养均在采集地进行。将活体成虫放入自制养虫笼中进行人工饲养,获得卵和幼虫(Ma *et al.*, 2014)。成

虫和幼虫均用昆虫尸体（包括蜻蜓、蝉、螽斯、竹节虫和锹甲等）喂食，环境温度为 18 ~25℃，空气相对湿度为 70% ~80%。

1.2　扫描电子显微技术观察

大双角蝎蛉 4 龄幼虫用乙醚麻醉后置入 2% 多聚甲醛 +2.5% 戊二醛溶液中，4℃下避光固定 6 h 以上。固定后的样品用磷酸缓冲液（0.1 mol/L，pH 7.2）漂洗 6 次，不同浓度梯度的乙醇溶液（10%，30%，50%，70%，80%，90%，95%，100%）脱水后，用叔丁醇-乙醇浓度梯度溶液（叔丁醇：无水乙醇 =1∶3，1∶1，3∶1，v/v）和 100% 叔丁醇置换。将样品冷冻干燥 3 h 后，利用双面导电胶带粘到扫描电镜样品台上，放入真空喷涂仪中喷金，在 Hitachi S-3400N 型扫描电子显微镜（加速电压 15 kV）下观察并拍照。

1.3　透射电子显微技术观察

将大双角蝎蛉 4 龄幼虫用乙醚麻醉后置于 Ringer 氏生理盐水中，在 Nikon SMZ1500 光学显微镜下迅速将头斩断并剖下完整复眼。将剖下的复眼置于 2% 多聚甲醛 +2.5% 戊二醛混合溶液中，4℃下避光固定 6 h 以上。固定后的样品经磷酸缓冲液漂洗 6 次，用四氧化锇（OsO_4）固定液（0.1 mol/L，pH 7.2）固定 2 h，再用磷酸缓冲液漂洗 6 次后，经不同浓度梯度的丙酮溶液（10%，30%，50%，70%，80%，90%，95%，100%）脱水。样品依次经过不同浓度的丙酮-树脂混合物（丙酮：Epon 812 =3∶1，1∶1，1∶3，v/v）与纯 Epon 812 渗透后包埋。将包埋后的样品放入烘箱中 30℃聚合 24 h，60℃聚合 48 h。

聚合后的样品块在 Leica EM UC7 切片机上用钻石刀切成厚度约 70 nm 的超薄切片，依次用 2% 醋酸双氧铀染色 8 min 和 4% 柠檬酸铅染色 10 min，最后在 JEOL JEM-1230 透射电子显微镜（加速电压 80 kV）下观察和拍照。

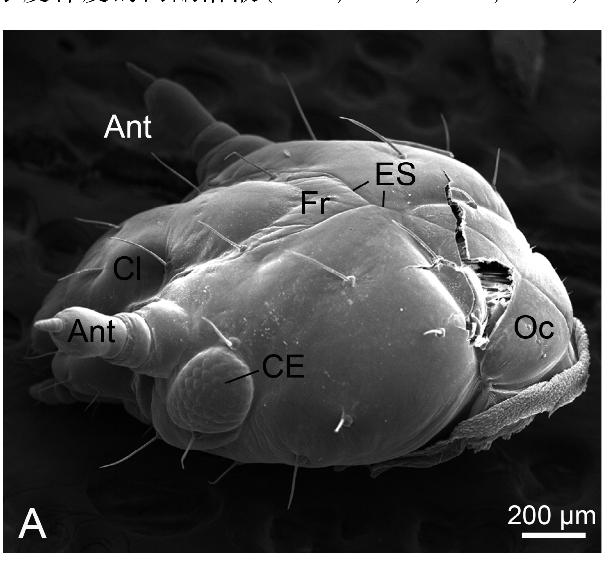
1.4　光学显微镜观察

将透射电镜制备的样品块置于 Leica EM UC7 切片机上，用玻璃刀切成厚度约 2 μm 的半薄切片，置于载玻片上，并用 1% 甲苯胺蓝染液染色，最后在连接 CCD 成像系统的 Olympus BX-51 型光学显微镜下观察并拍照。

2　结果

2.1　幼虫复眼外部形态

大双角蝎蛉幼虫具有 1 对复眼，分别位于头部两侧、触角基部（图 1：A）。每个复眼由 50 多个小眼组成（图 1：B）。小眼呈卵球形，表面光滑、外凸，小眼间排列疏松，无感觉毛。复眼的背面和腹面各有 1 根刚毛（图 1：B）。



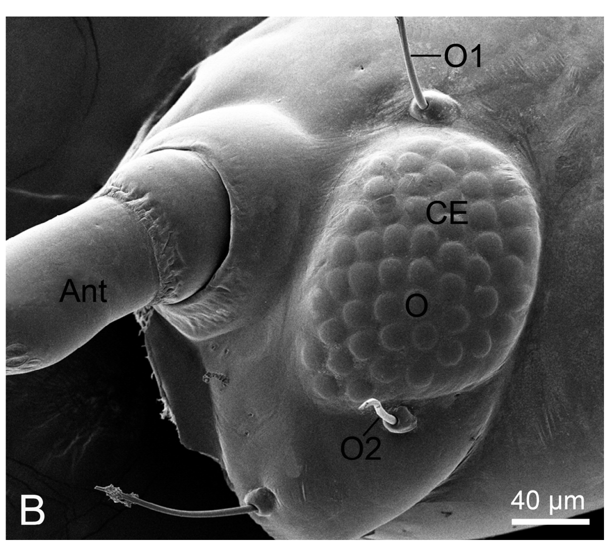


图 1　大双角蝎蛉幼虫头部及复眼扫描电镜观察

Fig. 1　Head and compound eyes of larval *Dicerapanorpa magna* under scanning electron microscope

A：头部背侧面观 Head，dorso-lateral view；B：复眼 Compound eyes．Ant：触角 Antenna；CE：复眼 Compound eye；Cl：唇基 Clypeus；ES：蜕裂线 Ecdysial suture；Fr：额区 Frons；O：小眼 Ommatidium；O1，O2：眼毛 Ocular setae；Oc：后头区 Occiput.

2.2　复眼的组织结构

组成幼虫复眼的小眼由角膜（cornea）、晶体（crystalline cone）、视网膜细胞（retinula cells）和基膜（basal membrane）等组成（图 2：A）。

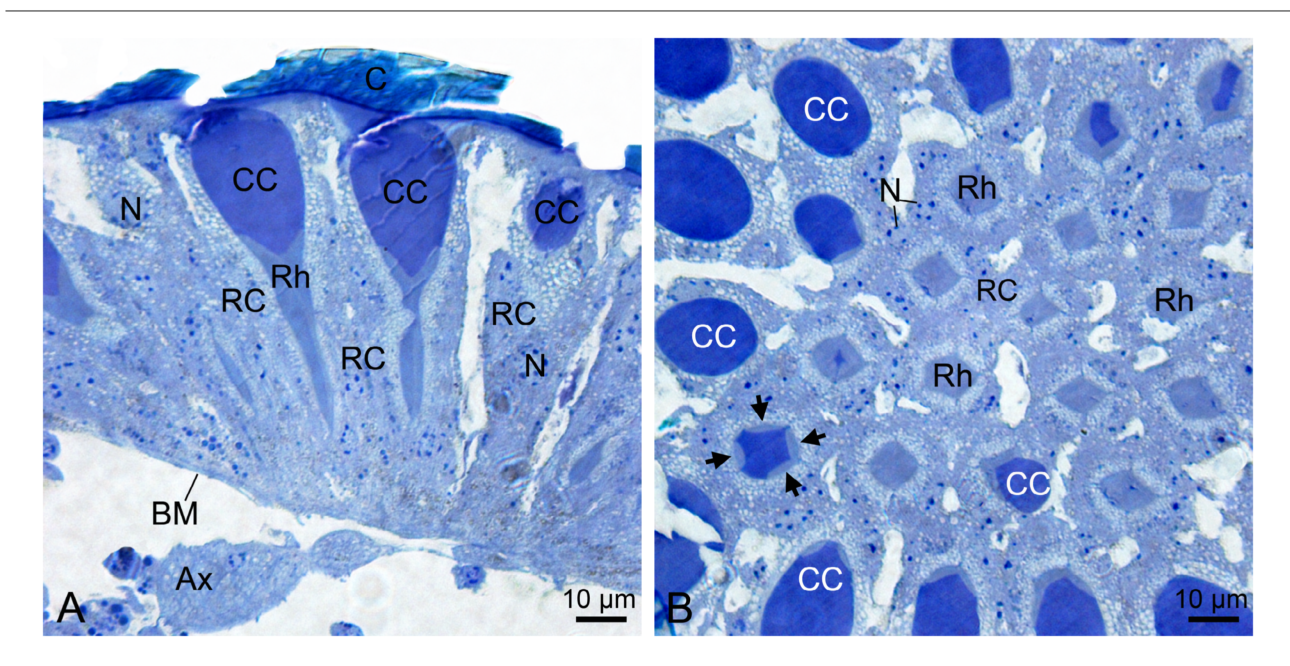


图 2 大双角蝎蛉幼虫复眼组织光学显微镜观察

Fig. 2 Histological observations of compound eyes of larval *Dicerapanorpa magna* under light microscope

A：复眼纵切 Longitudinal section of the compound eye；B：复眼远端横切，可见 4 个远端视网膜细胞的视小杆围绕晶体基部（有尾箭头所示）Transverse section of the distal part of compound eye, showing that the rhabdomeres (shown with arrows) of four distal retinula cells surround the basal surface of crystalline cone. Ax：轴突 Axon；BM：基膜 Basal membrane；C：角膜 Cornea；CC：晶体 Crystalline cone；N：细胞核 Nucleus；RC：视网膜细胞 Retinula cell；Rh：视杆 Rhabdom.

角膜位于小眼的最外层，厚度约 12 μm。晶体位于角膜下方，高约 30 μm，最远端宽约 20 μm，向近端逐渐变细。在晶体下方，视网膜细胞聚集成束，并在其中央形成视杆（rhabdom）。视杆长约 38 μm，其最远端围绕着晶体基部，近端终止于基膜上方（图 2：A）。基膜位于小眼最基部，将小眼的感光区与神经区分开。

从横切面看，4 个视网膜细胞首先出现在晶体的基部，其视小杆（rhabdomeres）围绕在晶体外围（图 2：B）。当晶体逐渐变小至消失后，这 4 个视网膜细胞的视小杆在中央汇合形成视杆，其横切面近似正方形或菱形（图 2：B）。

2.3 复眼超微结构

小眼的角膜与晶体之间被 1 对初级色素细胞（primary pigment cells）的远端部分所隔开（图 3：A）。初级色素细胞的远端部分包含线粒体和粗面内质网，与角膜相接的顶端细胞膜形成指状囊泡，用于分泌新的角膜生成物。在晶体外围，初级色素细胞从角膜内表面向下延伸与视网膜细胞的远端部分相接，内含电子透明囊泡（图 3：B）。次级色素细胞（secondary pigment cells）位于初级色素细胞外围，填充在相邻的小眼之间，内含粗面内质网（图 3：A）。

晶体为真晶体型，由 4 个晶锥细胞（cone cells）组成。每个晶锥细胞的细胞核均位于晶体的最远端，无其他细胞器（图 3：A）。在晶体的近端外缘，每个晶锥细胞形成 1 个细长的晶锥细胞突（cone cell root）（图 3：B）。4 个晶锥细胞突向下延伸并插入视网膜细胞的间隙中。

在晶体下方，8 个视网膜细胞沿小眼的纵轴辐射排列，从晶体的基部一直延伸至基膜。这些视网膜细胞分为 2 层，包括 4 个远端视网膜细胞（distal retinula cells）和 4 个近端视网膜细胞（proximal retinula cells）（图 3：C）。为方便描述，我们将 4 个远端视网膜细胞标记为 DRC1 – DRC4，而 4 个近端视网膜细胞标记为 PRC5 – PRC8。所有视网膜细胞内侧的细胞膜特化形成细丝状微绒毛，这些微绒毛整齐、紧密地排在一起形成视小杆。每个视网膜细胞的视小杆微绒毛方向一致，所有远端和近端视网膜细胞的视小杆分别沿小眼纵轴聚集形成封闭式分层视杆（图 3：C）。

4 个远端视网膜细胞末端向上延伸，所形成的视小杆末端呈漏斗状，包裹着晶体的基部（图 3：C，4：A）。在晶体下方，远端视网膜细胞的视小杆形成一个封闭的视杆（图 4：A）。在视网膜细胞束的中部，可见远端视网膜细胞与近端视网膜细胞之间的边界。相邻视网膜细胞之间通过桥粒联系（图 4：B）。

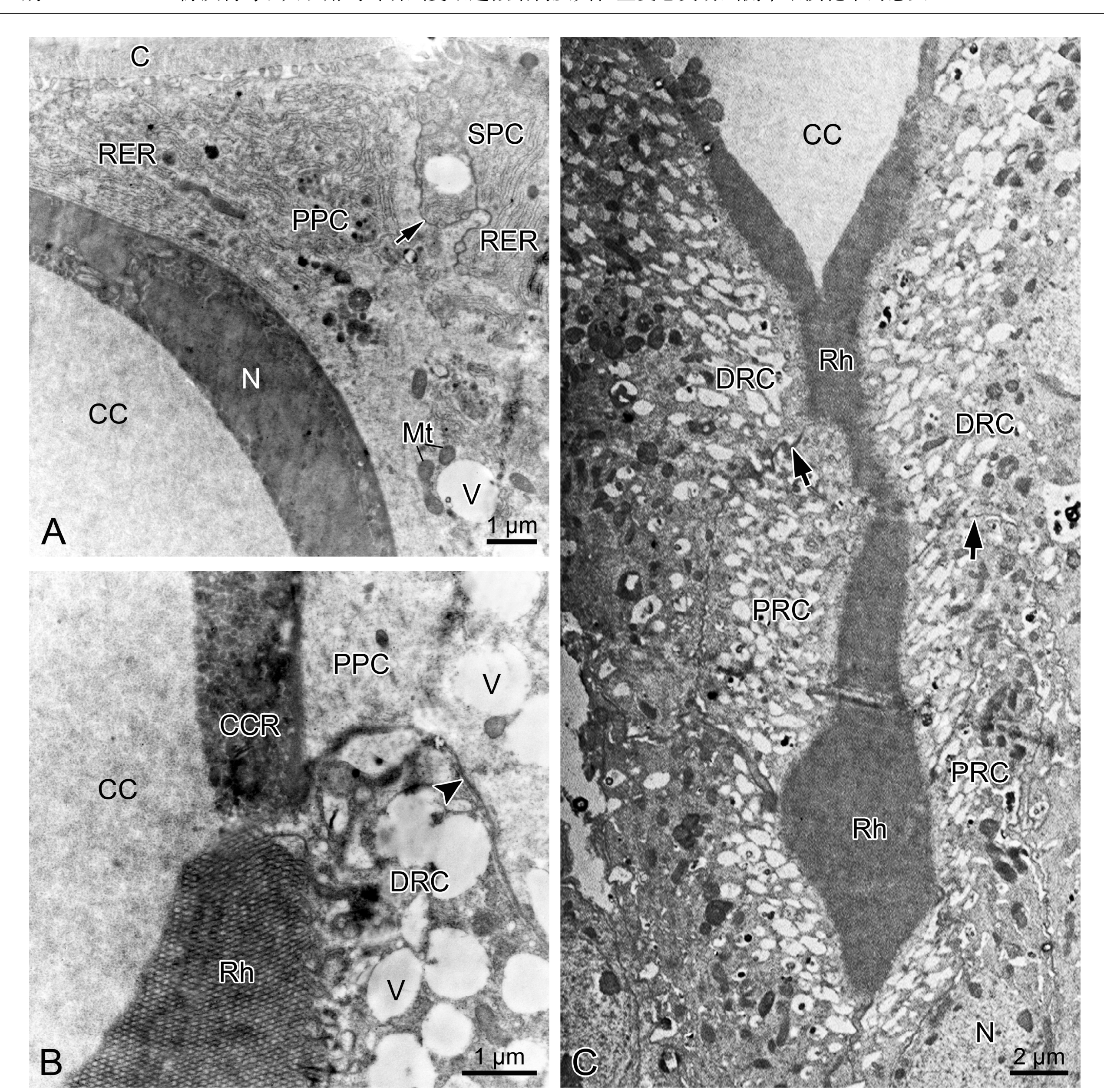


图 3　大双角蝎蛉幼虫小眼纵切透射电镜观察

Fig. 3　Longitudinal sections of the ommatidia of larval *Dicerapanorpa magna* under transmission electron microscope

A：小眼远端，可见初级色素细胞与次级色素细胞分界（有尾箭头所示）Distal part of an ommatidium，noting the boundary（shown with arrow）between primary and secondary pigment cells；B：初级色素细胞与远端视网膜细胞交界处（箭头所示）Junction（shown with arrowhead）between primary pigment cells and distal retinula cells；C：视网膜细胞提供视小杆形成视杆，有尾箭头示远端与近端视网膜细胞分界 Retinula cells contribute their rhabdomeres to form a rhabdom. Arrows indicate the boundaries between distal and proximal retinula cells. C：角膜 Cornea；CC：晶体 Crystalline cone；CCR：晶体细胞突 Cone cell root；DRC：远端视网膜细胞 Distal retinula cell；Mt：线粒体 Mitochondrion；N：细胞核 Nucleus；PPC：初级色素细胞 Primary pigment cell；PRC：近端视网膜细胞 Proximal retinula cell；RER：粗面内质网 Rough endoplasmic reticulum；Rh：视杆 Rhabdom；SPC：次级色素细胞 Secondary pigment cell；V：囊泡 Vesicle.

视杆的基半部由近端视网膜细胞所提供的视小杆形成（图 4：C）。从纵切面看，视网膜细胞特化形成的微绒毛排列紧密、整齐，均与小眼的纵轴垂直，每个微绒毛的基部均与视网膜细胞的细胞质部分相通（图 4：D）。在视网膜细胞的视小杆附近，聚集着许多电子透明的卵圆形囊泡、线粒体和多泡体。

在晶体基部，横切面上可见 4 个晶锥细胞的分界。4 个远端视网膜细胞（DRC1 – DRC4）的视小杆包裹着晶体的基部（图 5：A）。当晶体完全消失时，远端视网膜细胞的视小杆在中央汇合形成一个近似方形的视杆；位置相对的视网膜细胞，其视小杆微绒毛的方向一致，而相邻视网膜细胞的视小杆微绒毛

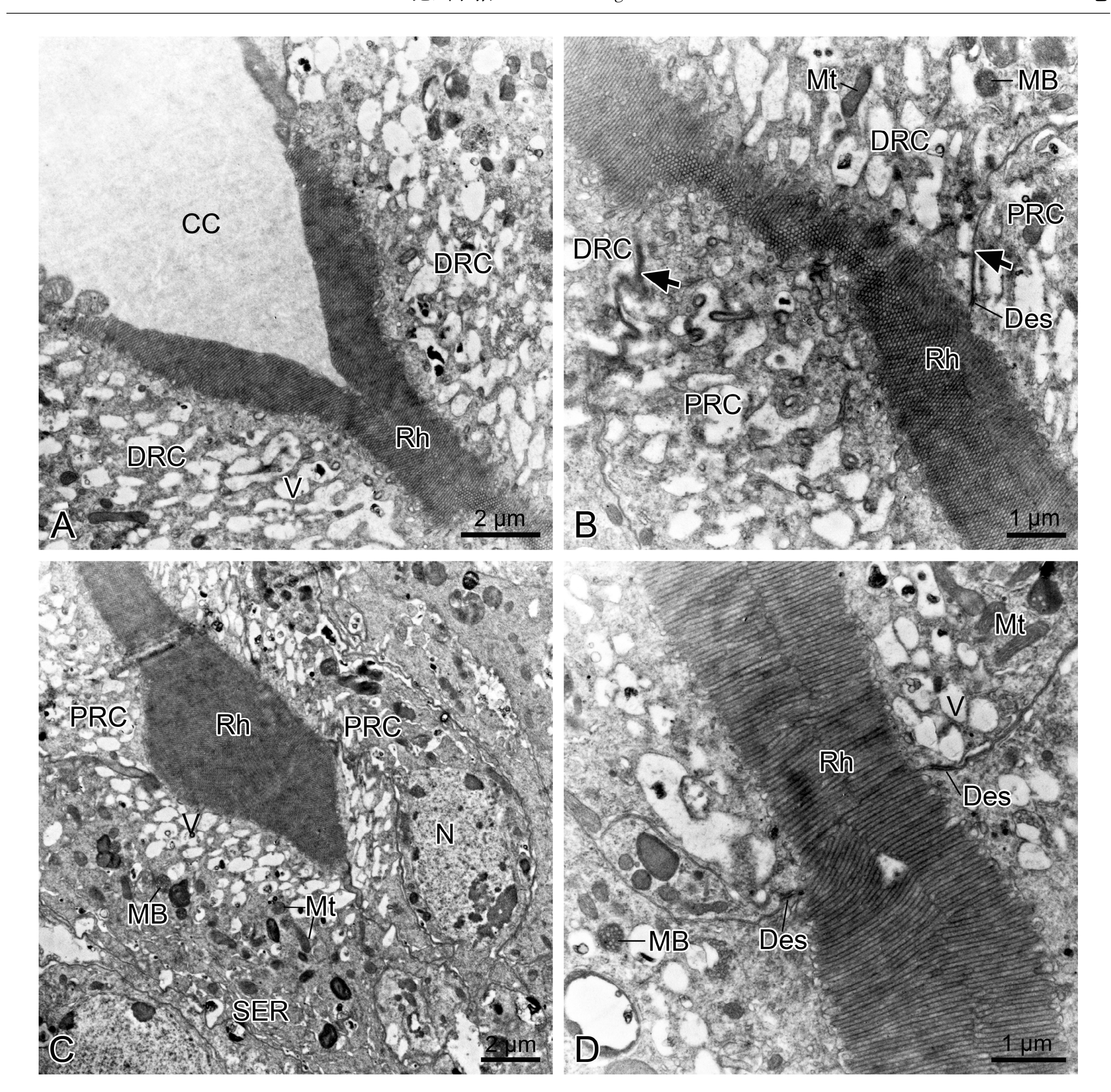


图 4 大双角蝎蛉幼虫视杆纵切透射电镜观察

Fig. 4 Longitudinal sections of the rhabdoms of larval *Dicerapnorpa magna* under transmission electron microscope

A：视杆远端 Distal part of rhabdom；B：视杆中部，可见远端视网膜细胞和近端视网膜细胞分界（有尾箭头所示）Middle part of a rhabdom, showing the boundaries (shown with arrows) between distal and proximal retinula cells；C：视杆近端 Proximal part of a rhabdom；D：丝状视小杆微绒毛 Linear rhabdomeric microvilli. CC：晶体 Crystalline cone；Des：桥粒 Desmosome；DRC：远端视网膜细胞 Distal retinula cell；MB：多泡体 Multivesicular body；Mt：线粒体 Mitochondrion；N：细胞核 Nucleus；PRC：近端视网膜细胞 Proximal retinula cell；Rh：视杆 Rhabdom；SER：光面内质网 Smooth endoplasmic reticulum；V：囊泡 Vesicle.

相互垂直（图 5：B）。在视网膜细胞束的中部，1 个近端视网膜细胞（PRC5）首先出现在远端视网膜细胞之间，并向中央视杆提供微绒毛（图 5：C）。在视网膜细胞束近端，4 个远端视网膜细胞（DRC1 – DRC4）逐渐移向视网膜细胞束的外缘，不再向近端部分的视杆提供视小杆，取而代之的是 4 个近端视网膜细胞（PRC5 – PRC8）提供各自的视小杆，形成一个近似三角形的视杆（图 5：D）。

视网膜细胞包含有大小不一的电子透明囊泡，聚集在视杆周围。视网膜细胞质中还包含有许多线粒体、内质网和多泡体等（图 5）。4 个晶锥细胞突位于桥粒附近，插入相邻视网膜细胞之间（图 5：C）。

基膜位于幼虫复眼的最基部，将复眼的感光区与视神经区隔开。视网膜细胞形成的视杆终止于基膜的上方（图 6：A）。在基膜处，所有视网膜细胞均转化成神经轴突（axons），后者通过基膜上的小孔进

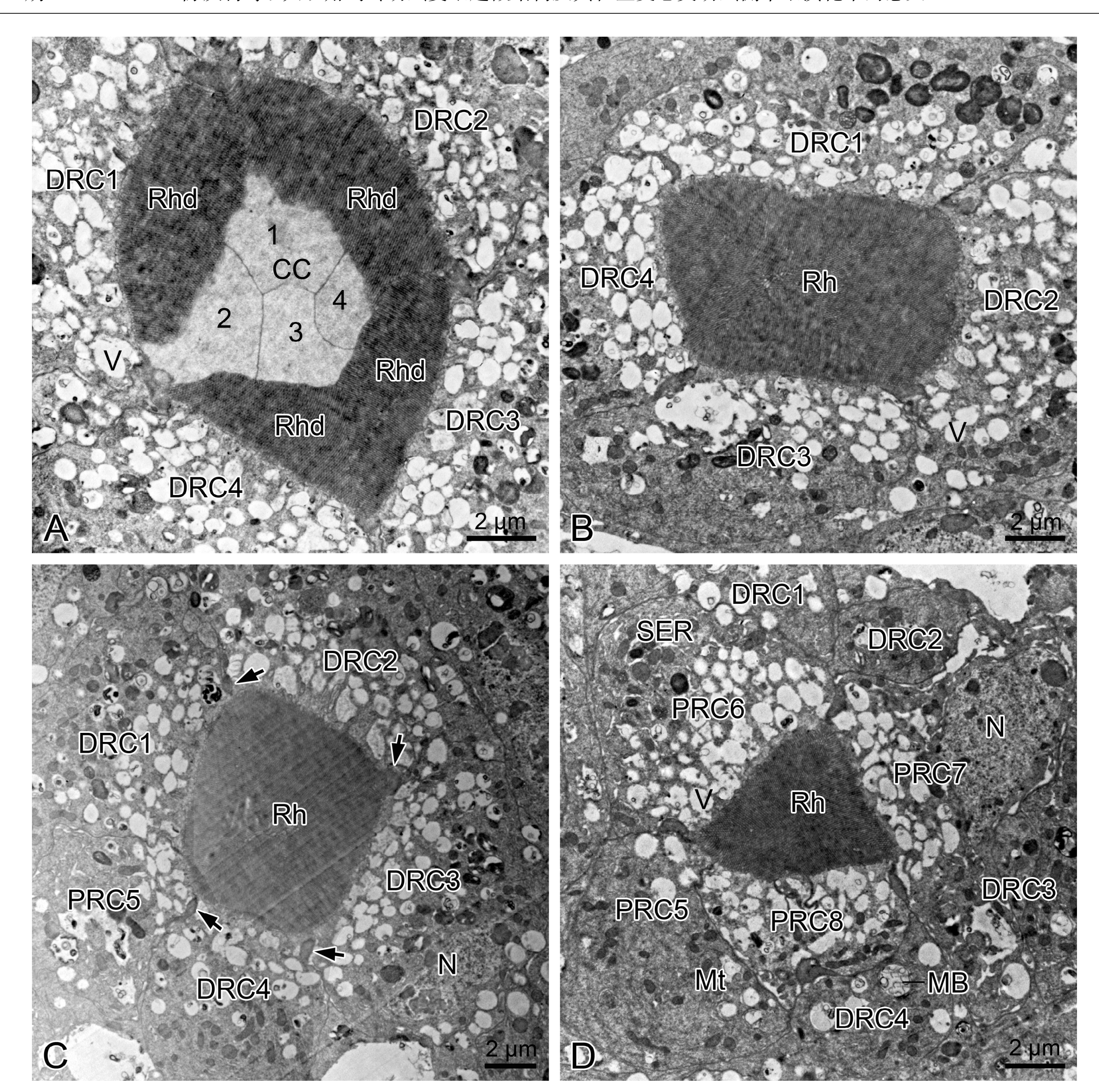


图 5　大双角蝎蛉幼虫视杆横切透射电镜观察

Fig. 5　Transverse sections through the rhabdoms of larval *Dicerapanorpa magna* under transmission electron microscope

A：晶体基部，可见 4 个晶锥细胞（1 - 4）Basal part of a crystalline cone，showing four cone cells（1 - 4）；B：视杆端半部由 4 个远端视网膜细胞（DRC1 - DRC4）的视小杆形成 Distal part of rhabdom formed by the rhabdomeres of four distal retinula cells（DRC1 - DRC4）；C：视杆中部，可见 1 个近端视网膜细胞（PRC5）位于远端视网膜细胞之间。有尾箭头示 4 个晶锥细胞突 Middle part of a rhabdom，showing one proximal retinula cell（PRC5）occurring between distal retinula cells. Arrows indicate four cone cell roots；D：视杆基半部由 4 个近端视网膜细胞（PRC5 - PRC8）的视小杆组成 Proximal part of rhabdom formed by the rhabdomeres of four proximal retinula cells（PRC5 - PRC8）. CC：晶体 Crystalline cone；DRC：远端视网膜细胞 Distal retinula cell；MB：多泡体 Multivesicular body；Mt：线粒体 Mitochondrion；N：细胞核 Nucleus；PRC：近端视网膜细胞 Proximal retinula cell；Rh：视杆 Rhabdom；Rhd：视小杆 Rhabdomere；SER：光面内质网 Smooth endoplasmic reticulum；V：囊泡 Vesicle.

入视神经区域（图 6：A）。在基膜内侧，小眼视网膜细胞的轴突由胶质细胞（glial cells）包裹成束（图 6：B）。这些神经胶质细胞的细胞核位于轴突之间。视网膜细胞的轴突与神经纤维网的二级神经元的树突连接，形成突触。在胶质细胞外围还存在有微气管（图 6：A）。

3　讨论

基于大双角蝎蛉幼虫复眼的超微结构观察发现，蝎蛉幼虫复眼属于并列像眼；小眼由 1 个角膜、1 个真晶体、8 个视网膜细胞、1 对初级色素细胞及数

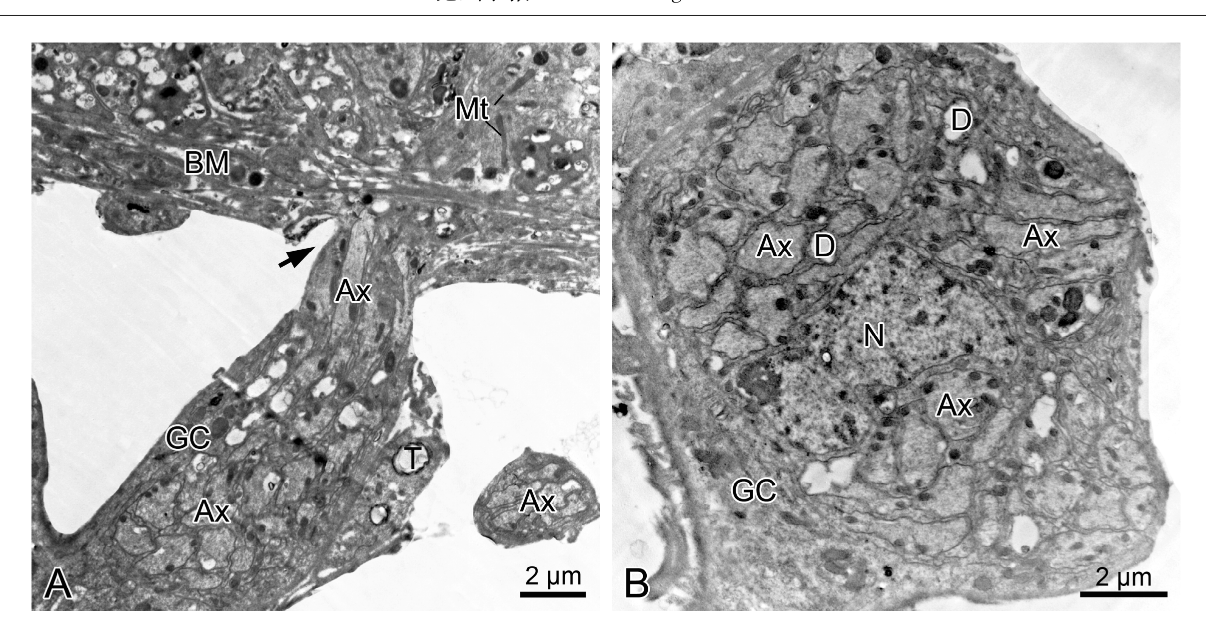


图 6　大双角蝎蛉幼虫小眼基膜透射电镜观察

Fig. 6　Basal membrane of the larval ommatidia of *Dicerapanorpa magna* under transmission electron microscope

A: 基膜纵切，视网膜细胞的轴突通过基膜上的小孔(有尾箭头所示) Longitudinal section of the basal membrane. Axons of retinula cells pass through the ostiole (shown with arrow) of the basal membrane; B: 视网膜细胞的轴突和二级神经元的树突被胶质细胞包裹 Retinula axons and dendrites of second-order neurons are surrounded by glial cells. Ax: 轴突 Axon; BM: 基膜 Basal membrane; D: 树突 Dendrite; GC: 胶质细胞 Glial cell; Mt: 线粒体 Mitochondrion; N: 细胞核 Nucleus; T: 微气管 Tracheole.

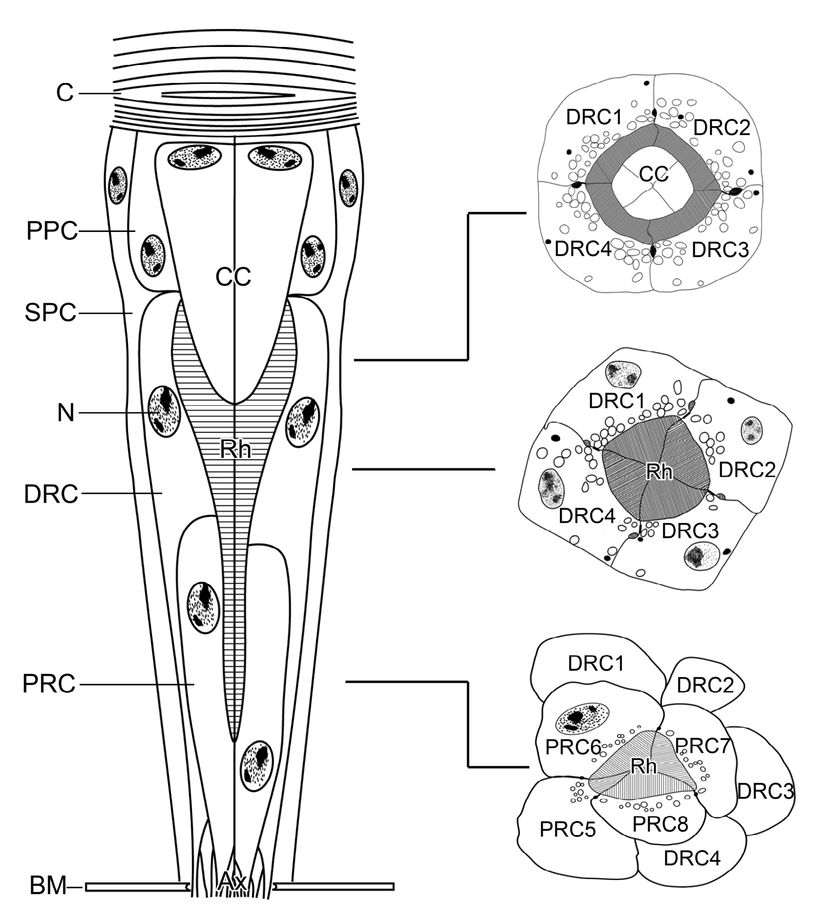


图 7　大双角蝎蛉幼虫小眼结构模式图

Fig. 7　Diagrams of the larval ommatidium of *Dicerapanorpa magna*

一个小眼纵剖面和 3 个横剖面 One longitudinal and three transverse profiles through the ommatidium. BM: 基膜 Basal membrane; C: 角膜 Cornea; CC: 晶体 Crystalline cone; DRC: 远端视网膜细胞 Distal retinula cell; N: 细胞核 Nucleus; PPC: 初级色素细胞 Primary pigment cell; PRC: 近端视网膜细胞 Proximal retinula cell; Rh: 视杆 Rhabdom; SPC: 次级色素细胞 Secondary pigment cell.

个次级色素细胞等组成(图 7),与昆虫典型复眼的小眼结构基本一致(Nilsson, 1989)。

在蝎蛉幼虫小眼中,8 个视网膜细胞分为 4 个远端视网膜细胞和 4 个近端视网膜细胞,可称为“4 +4”式。其中,远端视网膜细胞的视小杆向上延伸包裹着晶体的近端部分,使小眼的视杆末端呈漏斗状。这种视网膜细胞排列方式以及漏斗状的视杆也存在于蝎蛉科的 *P. communis* Linnaeus(Paulus, 1979)和拟华山单角蝎蛉 *C. dubia*(Chen *et al.*, 2012a), 小蝎蛉科(Nannochoristidae)的 *Nannochorista philpotti*(Tiliyard)(Melzer *et al.*, 1994),以及蚊蝎蛉科(Bittacidae)的 *Bittacus leavipes* Navás(Suzuki and Nagashima, 1989)。因此,“4 +4”式视网膜细胞与漏斗状的视杆很有可能是长翅目幼虫小眼的主要特征。

与幼虫小眼的“4 +4”式视网膜细胞排列方式不同,长翅目成虫小眼的视网膜细胞排列为“7 +1”式,即 7 个远端视网膜细胞和 1 个近端视网膜细胞(Wei *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2012b, 2013; Chen and Hua, 2016)。这些成虫视网膜细胞形成的视杆并不包裹晶体的近端部分,而是直接与晶体的末端相连,视杆呈棒状。也就是说,长翅目成虫与幼虫的小眼在视网膜细胞的排列方式和视杆的结构组成上存在明显差异。另外,从发育上看,长翅目幼虫复眼在蛹期退化,而成虫复眼由幼虫复眼残基附近的器官芽发育而来(Rottmar, 1966)。因此我们认为,长翅目幼虫复眼与成虫复眼可能不是同源器官。

长翅目幼虫小眼视网膜细胞的“4 +4”排列方式也出现于蜚蠊目(Blattodea)(Mishra and Meyer-Rochow, 2008)和蜻蜓目(Odonata)(Horridge, 1969)。一些原始的衣鱼目(Zygentoma)小眼的 7 个视网膜细胞也存在类似的分层现象(Elofsson, 1970)。长翅目幼虫小眼的漏斗状视杆也广泛存在于低等昆虫和许多渐变态类昆虫中,例如衣鱼目(Elofsson, 1970)、等翅目(Isoptera)(Horridge and Giddings, 1971)和竹节虫目(Phasmatodea)(Meyer-Rochow and Keskinen, 2003)中,视杆的漏斗状结构通常由 3 或 4 个视网膜细胞的视小杆包裹晶体形成。在蜚蠊目的美洲大蠊 *Periplaneta americana*(Snyder and Horridge, 1972; Butler, 1973)和直翅目(Orthoptera)的飞蝗 *Locusta migratoria*(Wilson *et al.*, 1978)中,小眼的所有视网膜细胞的视小杆都包裹着晶体,形成视杆的漏斗状部分。另外,长翅目幼虫复眼的胚胎发育过程也与渐变态类昆虫复眼的发育基本相同(Ando and Suzuki, 1977)。由此可见,长翅目幼虫复眼无论从结构上还是从发育上,都与渐变态类昆虫复眼极为相似。支序学研究表明,长翅目是全变态类昆虫最基部的分支之一,是联系全变态类与渐变态类昆虫的重要纽带(Byers and Thornhill, 1983; Grimaldi and Engel, 2005)。我们推测,长翅目幼虫复眼与渐变态类昆虫复眼可能存在同源关系。

化石记录表明,全变态类昆虫出现在渐变态类昆虫之后,很可能是由古老的渐变态类昆虫演化而来的(Kristensen, 1999),故长翅目幼虫特有的复眼很可能是全变态类昆虫的祖征。由于绝大多数全变态类幼虫没有复眼,而是具有 1 ~ 7 个侧单眼(Gilbert, 1994),这些侧单眼在胚胎发育上与渐变态类昆虫若虫复眼和长翅目幼虫复眼极为相似(Roonwal, 1937; Ando and Suzuki, 1977; Friedrich, 2003),胚后发育也与长翅目幼虫复眼的胚后发育完全一致(Rottmar, 1966),由此推测,全变态类幼虫的侧单眼很有可能起源于复眼,是由复眼的小眼经演化形成的。

致谢　感谢西北农林科技大学植物保护学院钟问和姜碌在蝎蛉采集与饲养过程中的帮助以及西北农林科技大学电镜实验平台郭付振和何晓华在技术上的支持;感谢两位匿名审稿人对稿件修改提出的宝贵意见。

参考文献(References)

Ando H, Suzuki N, 1977. On the embryonic development of the larval eyes of the scorpion-fly, *Panorpa pryeri* MacLachlan (Mecoptera, Panorpidae). *Proc. Jpn. Soc. Syst. Zool.*, 13: 81 –84.

Beutel RG, Pohl H, 2006. Endopterygote systematics – where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? *Syst. Entomol.*, 31(2): 202 –219.

Bierbrodt E, 1942. Der Larvenkopf von *Panorpa communis* L. und seine Verwandlung, mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Tiere*, 68: 49 –136.

Butler R, 1973. The anatomy of the compound eye of *Periplaneta americana* L. 2. Fine structure. *J. Comp. Physiol.*, 83(3): 239 –262.

Byers GW, 2009. Mecoptera: Scorpionflies, Hangingflies. In: Resh VH, Cardé RT eds. Encyclopedia of Insects. 2nd ed. Academic Press, San Diego. 611 –614.

Byers GW, Thornhill R, 1983. Biology of the Mecoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 28: 203 –228.

Chapman RF, 2013. The Insects: Structure and Function. 5th ed. Cambridge University Press, Cambridge. 929 pp.

Chen QX, Hua BZ, 2016. Ultrastructure and morphology of compound eyes of the scorpionfly *Panorpa dubia* (Insecta: Mecoptera: Panorpidae). *PLoS ONE*, 11(6): e0156970.

Chen QX, Li T, Hua BZ, 2012a. Ultrastructure of the larval eye of the scorpionfly *Panorpa dubia* (Mecoptera: Panorpidae) with implications for the evolutionary origin of holometabolous larvae. *J. Morphol.*, 273(6): 561-571.

Chen QX, Wei Y, Hua BZ, 2012b. Ultrastructural comparison of the compound eyes of *Sinopanorpa* and *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae). *Micron*, 43(8): 893-901.

Chen QX, Wei Y, Hua BZ, 2013. Fine structure of the ommatidia of the short-faced scorpionfly *Panorpodes kuandianensis* (Mecoptera: Panorpodidae). *Microsc. Res. Tech.*, 76(8): 862-869.

Chou I, Ran RB, Wang SM, 1981. Study on the classification of the Chinese Mecoptera. *Entomotaxonomia*, 3(1): 1-22. [周尧, 冉瑞碧, 王素梅, 1981. 长翅目昆虫的分类研究(I、II). 昆虫分类学报, 3(1): 1-22]

Elofsson R, 1970. Brain and eyes of Zygentoma (Thysanura). *Entomol. Scand.*, 1(1): 1-20.

Friedrich M, 2003. Evolution of insect eye development: first insights from fruit fly, grasshopper and flour beetle. *Integr. Comp. Biol.*, 43(4): 508-521.

Friedrich M, Dong Y, Jackowska M, 2006. Insect interordinal relationships: evidence from the visual system. *Arthropod Syst. Phylogeny*, 64(2): 133-148.

Gao C, Ma N, Hua BZ, 2016. *Cerapanorpa*, a new genus of Panorpidae (Insecta: Mecoptera) with descriptions of three new species. *Zootaxa*, 4158(1): 93-104.

Gilbert C, 1994. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 39: 323-349.

Grimaldi D, Engel MS, 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York. 755 pp.

Horridge GA, 1969. Unit studies on the retina of dragonflies. *Z. vergl. Physiol.*, 62(1): 1-37.

Horridge GA, Giddings C, 1971. The ommatidium of the termite *Mastotermes darwiniensis*. *Tissue Cell*, 3(3): 463-476.

Kozmik Z, 2005. Pax genes in eye development and evolution. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 15(4): 430-438.

Kristensen NP, 1999. Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *Eur. J. Entomol.*, 96(3): 237-253.

Ma N, Chen HM, Hua BZ, 2014. Larval morphology of the scorpionfly *Dicerapanorpa magna* (Chou) (Mecoptera: Panorpidae) and its adaptive significance. *Zool. Anz.*, 253(3): 216-224.

Melzer RR, 1994. Optic lobes of the larval and imaginal scorpionfly *Panorpa vulgaris* (Mecoptera, Panorpidae): a neuroanatomical study of neuropil organization, retinula axons, and lamina monopolar cells. *Cell Tissue Res.*, 275(2): 283-290.

Melzer RR, Paulus HF, Kristensen NP, 1994. The larval eye of nannochoristid scorpionflies (Insecta, Mecoptera). *Acta Zool.*, 75(3): 201-208.

Meyer-Rochow VB, Keskinen E, 2003. Post-embryonic photoreceptor development and dark/light adaptation in the stick insect *Carausius morosus* (Phasmida, Phasmatidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 38(3): 281-291.

Mishra M, Meyer-Rochow VB, 2008. Fine structural description of the compound eye of the Madagascar ‘hissing cockroach’ *Gromphadorhina portentosa* (Dictyoptera: Blaberidae). *Insect Sci.*, 15(2): 179-192.

Nation JL, 2008. Eyes and vision. In: Capinera JL ed. Encyclopedia of Entomology. Springer, Netherlands. 1381-1392.

Nilsson DE, 1989. Optics and evolution of the compound eye. In: Stavenga DG, Hardie RC eds. Facets of Vision. Springer, Berlin. 30-73.

Oakley TH, 2003. On homology of arthropod compound eyes. *Integr. Comp. Biol.*, 43(4): 522-530.

Paulus HF, 1979. Eye structure and the monophyly of the Arthropoda. In: Gupta AP ed. Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold Co., New York. 299-384.

Paulus HF, 2000. Phylogeny of the Myriapoda-Crustacea-Insecta: a new attempt using photoreceptor structure. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 38(3): 189-208.

Roonwal ML, 1937. Studies on the embryology of the African migratory locust, *Locusta migratoria migratorioides* Reiche and Frm. (Orthoptera, Acrididae). II. Organogeny. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, 227(543): 175-244.

Rottmar B, 1966. über Züchtung Diapause und Postembryonale Entwicklung von *Panorpa communis* L. *Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Tiere*, 83(8): 497-570.

Snyder AW, Horridge GA, 1972. The optical function of changes in the medium surrounding the cockroach rhabdom. *J. Comp. Physiol.*, 81(1): 1-8.

Suzuki N, Nagashima T, 1989. Ultrastructure of the larval eye of the hanging fly *Bittacus leavips* Navás (Mecoptera, Bittacidae). *Proc. Arthropod Embryol. Soc. Jpn.*, 24: 27-29.

Wei Y, Hua BZ, Yan G, 2010. Ultrastructure of the compound eyes in the hangingfly *Bittacus planus* Cheng (Mecoptera: Bittacidae). *Micron*, 41(8): 953-959.

Wilson M, Garrard P, McGinness S, 1978. The unit structure of the locust compound eye. *Cell Tissue Res.*, 195(2): 205-226.

Zhong W, Hua BZ, 2013. *Dicerapanorpa*, a new genus of East Asian Panorpidae (Insecta: Mecoptera: Penorpidae) with descriptions of two new species. *J. Nat. Hist.*, 47(13): 1019-1046.

(责任编辑: 赵利辉)